Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleiche zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes

von

J. v. Wiesner,

w. M. k. Akad.

(Mit 4 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 2. Mai 1912.)

Diese kleine Schrift hat den Zweck, die Beziehungen, welche zwischen der Lage heliotropischer, beziehungsweise photometrischer Organe und der Einfallsrichtung des wirkenden Lichtes bestehen, genauer, als es bisher geschehen, zu schildern und zu erläutern.

Um diesen Gegenstand möglichst einfach und verständlich darzustellen, nehme ich hier nur auf positiv heliotropische Organe und auf euphotometrische Blätter Rücksicht. Damit sind aber auch die wichtigsten und wohl auch gewöhnlichsten einschlägigen Fälle ins Auge gefaßt.

I. Die Richtung der Strahlen bei Beleuchtung im künstlichen Lichte und in diffusem Tageslichte.

Um die Richtung heliotropischer, beziehungsweise photometrischer Organe im Verhältnis zur Richtung der wirkenden Lichtstrahlen richtig beurteilen zu können, ist es vor allem nötig, sich über die wahre Richtung dieser Strahlen völlige Klarheit zu verschaffen.

Man muß hier zunächst zwischen künstlichem Licht und natürlicher Beleuchtung unterscheiden.

Fassen wir zunächst das Einfachere, nämlich die Verhältnisse ins Auge, welche sich im Experiment bei Anwendung

von künstlichem Lichte ergeben oder hergestellt werden können.

Am einfachsten muß sich ein Versuch, die Beziehungen der Richtung des wirksamen Lichtes zur Richtung der heliotropischen, beziehungsweise photometrischen Organe festzustellen, gestalten, wenn paralleles Licht in Anwendung kommt. Denn hier hat man eine bestimmte Strahlungsrichtung, welche in Vergleich zu setzen ist mit der Richtung des fraglichen Pflanzenteiles. Bei künstlicher Beleuchtung wird sich dieser Parallelismus der Strahlen durch Anwendung von ebenen Spiegeln und passender Abblendung herstellen lassen.

In dieser Art wird aber gewöhnlich nicht experimentiert, sondern man verwendet in der Regel eine Flamme oder einen anderen Leuchtkörper, z. B. eine elektrische Glühlichtlampe, seltener mehrere Flammen, beziehungsweise mehrere andere Leuchtkörper.

Zur richtigen Beurteilung der Strahlungsrichtung ist es notwendig, zwischen der Beleuchtung durch eine oder durch mehrere getrennte Lichtquellen zu unterscheiden. Die hier obwaltenden Unterschiede im Strahlengange lassen sich am besten überschauen und kommen den tatsächlichen Verhältnissen im wesentlichen sehr nahe, wenn man statt des einzelnen Leuchtkörpers einen leuchtenden Punkt annimmt. Je kleiner der Leuchtkörper ist und je weiter derselbe von der Pflanze entfernt ist, desto mehr nähert sich das faktische dem angenommenen Verhältnis.

Nimmt man einen einzigen Leuchtpunkt als Beleuchtungsquelle an, so gehen die Strahlen dieses Leuchtpunktes doch nach unendlich vielen Richtungen. Denn wenn ich rund um diesen Leuchtpunkt zahlreiche Pflanzen mit positiv heliotropischen Organen in gleichen Entfernungen aufstelle, so werden diese Organe sich alle radial zu diesem Leuchtpunkte hin richten. Aber auch die von dem Leuchtpunkt auf den heliotropischen Pflanzenteil fallenden Strahlen sind untereinander nicht parallel, sondern treffen auf die Tangenten der einzelnen Punkte des Querschnittes des zylindrisch gedachten heliotropischen Organs unter Winkeln von 90° abwärts bis 0°. Nur einer dieser Strahlen durchsetzt den ganzen Querschnitt des

Organs (Hauptstrahl); er steht auf der Tangente des betreffenden Punktes des Querschnittes senkrecht, schneidet sie also unter 90°, während von hier an zu beiden Seiten die mit den Tangenten eingeschlossenen Winkel immer kleiner werden, bis sie den Wert Null erreichen (Fig. 1).

Ich will hier gleich bemerken, daß »Hauptstrahl« kein physikalischer, sondern ein physiologischer Begriff ist, welcher ein Richtungsverhältnis des Lichtstrahls zu einem lichtempfindlichen Organ ausdrückt.

Wie wir später sehen werden, steht die Richtung eines heliotropischen Organs in engster Beziehung zur Richtung jenes Strahls, den ich eben als Hauptstrahl bezeichnet habe und den ich weiter unten genau charakterisieren werde.

Zur Orientierung sei jetzt schon angeführt, daß jeder Strahl, welcher ein heliotropisches Organ auf dem kürzesten Wege erreicht und am längsten durchschreitet, indem er den ganzen Durchmesser des (senkrechten oder geneigten) Querschnittes des Organs durchläuft, als Hauptstrahl zu betrachten ist.

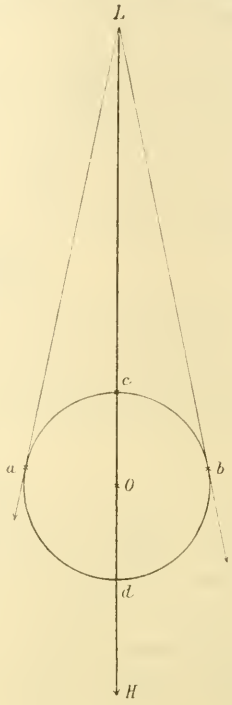

Fig. 1.

Querschnitt durch ein heliotropisches, zylindrisch geformtes Organ, welches von dem Leuchtpunkt L bestrahlt wird.

LH Hauptstrahl. La und Lb Grenzen der Nebenstrahlen.

Anders gestalten sich die Beleuchtungsverhältnisse im künstlichen Lichte, wenn mehr als ein Leuchtpunkt (praktisch gesagt, mehr als ein Leuchtkörper) den betreffenden Pflanzenteil bestrahlt (Fig. 2). Man hat dann so viele Hauptstrahlen zu unterscheiden, als Leuchtpunkte wirksam sind. Es wird sich später herausstellen, daß die Richtung der lichtempfindlichen Pflanzenteile in Beziehung

zu allen durch die Beleuchtung gegebenen Hauptstrahlen steht.

Ob alle anderen den Pflanzenteil beleuchtenden Lichtstrahlen auf den betreffenden Pflanzenteil eine richtende

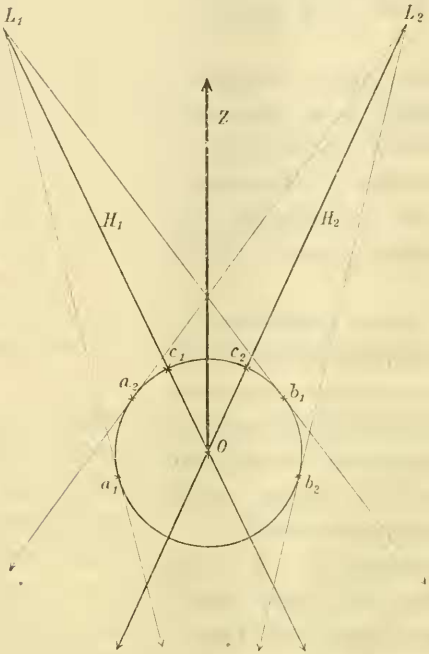

Fig. 2.

Querschnitt eines heliotropischen, zylindrisch geformten Organs, welches von zwei Leuchtpunkten L_1 und L_2 bestrahlt ist.

L_1H_1 und L_2H_2 Hauptstrahlen.

L_1a_1 und L_1b_1 Grenzstrahlen bezüglich des Leuchtpunktes L_1, L_2a_2 und L_2b_2 Grenzstrahlen bezüglich des Leuchtpunktes L_2.

OZ Resultierende der beiden Hauptstrahlen (L_1H_1 und L_2H_2). In der durch OZ gehenden Vertikalebene bewegt sich das heliotropische Organ.

Wirkung ausüben und im Bejahungsfalle welche, wird erst weiter unten erörtert werden.

Was die natürliche Beleuchtung anlangt, so will ich hier, der Einfachheit halber, nur auf das diffuse Tageslicht

Rücksicht nehmen. Auf die durch das direkte Sonnenlicht hervorgerufenen Komplikationen komme ich später zurück.

Im diffusen Tageslicht erfolgt die Strahlung wie bei der Wirkung eines einzelnen Leuchtpunktes nach unendlich vielen Richtungen. Es ist aber jeder einzelne Punkt des Querschnittes eines zylindrisch gedachten Organs in anderer Weise beleuchtet, je nachdem er von einem Leuchtpunkt, von mehreren Leuchtpunkten oder vom diffusen Tageslicht beleuchtet wird. Im letzten Falle geht die Beleuchtung von unendlich vielen Leuchtpunkten aus. Der Querschnitt eines von diffusem Tageslicht bestrahlten, zylindrisch gedachten Organs wird allein schon von unendlich vielen Hauptstrahlen beleuchtet.

Während also durch den Querschnitt eines von einem Leuchtpunkt bestrahlten Organs nur ein Hauptstrahl geht und bei der Wirksamkeit mehrerer Leuchtpunkte so viele Hauptstrahlen, als Leuchtpunkte vorhanden sind, durchziehen unendlich viele Hauptstrahlen den Querschnitt eines durch diffuses Tageslicht beleuchteten Organs.

Es wird aber bei diffuser Tagesbeleuchtung jeder Punkt des Querschnittes eines zylindrisch gedachten Organs nicht nur von einem Hauptstrahl, sondern zudem noch von unendlich vielen Nebenstrahlen getroffen, welche aber nicht wie jeder Hauptstrahl den ganzen Durchmesser des Organquerschnittes durchschreiten, sondern nur eine mehr oder minder lange Sekante des Querschnittes. Die Fig. 3 wird die in diffusem Tageslichte stattfindende Beleuchtung deutlich machen.

II. Heliotropische Krümmung und heliotropische Zielrichtung bei Beleuchtung durch paralleles Licht oder von einem Leuchtpunkte aus.

Die gewöhnlichen positiv heliotropischen Organe sind zugleich in mehr oder minder hohem Grade negativ geotropisch. Unter normalen Verhältnissen, namentlich wenn der negative Geotropismus nicht künstlich ausgeschaltet ist, haben wir unter konstant einseitiger Beleuchtung nur bei vollständiger Überwindung des Geotropismus ein reines heliotropisches Phänomen vor uns, sonst aber eine Kombination von heliotropischen und geotropischen Effekten.

Wenn ein solches Organ in aufrechter Stellung durch eine künstliche Lichtquelle mittels paralleler Strahlen kontinuierlich beleuchtet wird, so wendet es sich der Lichtquelle zu, und zwar immer in einer Vertikalebene, welche die Richtung des wirkenden Lichtes in sich aufnimmt. In dieser Vertikalebene bewegt sich das heliotropische Organ im Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus,

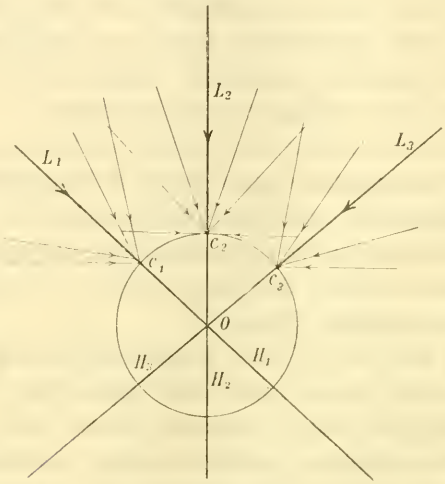

Fig. 3.

Querschnitt eines heliotropischen, zylindrisch geformten Organs, von vorn im diffusen Tageslicht beleuchtet.

L_1H_1, L_2H_2, L_3H_3 Hauptstrahlen. $c_1c_2c_3$ Schnittpunkte der Hauptstrahlen, zugleich von Nebenstrahlen beleuchtet.

Von den unendlich vielen Haupt- und Nebenstrahlen wurden nur einige wenige in das Schema eingetragen.

wobei sich seine Lage zum einfallenden Lichte bis zu einer bestimmten Grenze fortwährend ändert; es erfolgt eine sogenannte heliotropische Krümmung. Bei genügender heliotropischer Empfindlichkeit und entsprechender Lichtstärke wird aber die geotropische Wirkung ganz aufgehoben und es wächst das Organ in konstanter Richtung weiter, geradlinig, wobei es ausschließlich der Richtung des wirksamen parallelen Lichtes folgt.

In dieser Richtung wird das im Lichte wachsende Organ festgehalten. Kommt es aus dieser Richtung heraus, so wird diese Abweichung durch heliotropische Krümmung wieder korrigiert. Man muß wohl die geradlinige, das Organ dem Lichte entgegenführende und der Einfallsrichtung des Lichtes genau folgende Wachstumsbewegung als eine heliotropische Bewegung, überhaupt als eine heliotropische Erscheinung auffassen. Sie ist aber von der heliotropischen, durch einseitigen Lichteinfall bedingten Krümmung verschieden und bezeichnet einen heliotropischen Endeffekt, den ich mit dem Ausdruck heliotropische Zielrichtung hier kurz bezeichnen möchte.

Während innerhalb der oben genannten, die Lichtrichtung in sich aufnehmenden Vertikalebene der heliotropisch sich krümmende Pflanzenteil unendlich viele Richtungen einschlagen kann, gibt es bei Erreichung der heliotropischen Zielrichtung nur eine einzige Richtung, nämlich die des Lichteinfalls.[1]

Zwischen heliotropischer Krümmung und der hier vorgeführten heliotropischen Zielrichtung wird gewöhnlich nicht unterschieden, obgleich beide bereits genau beschrieben wurden.[2] Man kann wohl beide auch vereinigen, indem man die heliotropische Zielrichtung als Grenzfall der ersteren bezeichnet.[3]

---

[1] Wir hatten oben den gewöhnlichen Fall im Auge, daß nämlich das heliotropische Organ zugleich negativ geotropisch ist. Es muß aber einleuchten, daß ein heliotropisches Organ, auch wenn es nicht zugleich geotropisch ist, bezüglich seiner Richtung und Richtungsänderung sich gleichfalls in der oben angegebenen Art verhalten wird. Auch in diesem angenommenen Fall wird sich das Organ aus seiner aufrechten Anfangsstellung in einer die Lichtrichtung in sich aufnehmenden Vertikalebene bewegen, bis die heliotropische Zielrichtung erreicht ist. Bei aufrechter Stellung solcher Organe wird aber die Erreichung der Zielrichtung rascher erfolgen müssen als bei gleichzeitiger Wirksamkeit des Geotropismus, da dieser bei aufrechter Lage der heliotropischen Bewegung entgegenwirkt. Bei umgekehrter Stellung wirken aber Heliotropismus und Geotropismus zusammen, weshalb der Eintritt der Zielrichtung nicht nur keine Verzögerung erfährt, vielmehr die Bedingungen für eine Beschleunigung gegeben sind (Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, Denkschriften der Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 39 [1878], II, Sep. Abdr., p. 33).

[2] Wiesner, l. c., l.

[3] Man definiert Heliotropismus und Geotropismus gewöhnlich als Bewegungserscheinungen, welche durch einseitige Wirkung des Lichtes,

Meine Darlegungen über den Zusammenhang von heliotropischer Richtung und der Richtung des Lichteinfalls fordert aber, beide Erscheinungen getrennt zu betrachten.

In welcher Weise das Licht die heliotropischen Effekte vollbringt, wird bekanntlich als ganz unentschieden hingestellt. Es werden hier zwei Anschauungen einander gegenübergestellt. Nach der einen soll das Licht infolge der ungleichen Intensität an der Licht- und Schattenseite des Organs die heliotropische Krümmung hervorrufen (Ch. Darwin, Wiesner, Oltmanns); nach der anderen (Sachs, H. Müller) soll die Richtung des Lichteinfalls das ausschließlich verursachende Moment der heliotropischen Krümmung sein.[1]

Wendet man diese beiden Aufstellungen auf den Grenzfall (Erreichung der heliotropischen Zielrichtung) an, so wird derselbe nach der ersten Aufstellung erreicht, wenn der Lichtintensitätsunterschied an Licht- und Schattenseite des heliotropischen Organs gleich Null geworden ist, nach der zweiten Aufstellung aber dann, wenn die Richtung des Lichteinfalls zur Richtung des heliotropischen Organs parallel geworden ist.

---

beziehungsweise der Schwerkraft hervorgerufen werden (siehe hierüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 555 und 572). Diese Begriffsbestimmung ist richtig für heliotropische, beziehungsweise geotropische Krümmungen. Sie ist aber nicht richtig für die oben erörterte heliotropische Zielrichtung. Hier kann ja von einer einseitigen Wirkung des Lichtes nicht die Rede sein, denn ein diese Richtung einhaltender Pflanzenteil ist parallel zum Lichte gestellt und deshalb der Wirkung des Lichtes entzogen (siehe hierüber Wiesner, l. c., II, Sep. Abdr., p. 34). In Anbetracht dessen könnte man versucht sein, das, was ich heliotropische Zielrichtung nenne, gar nicht als eine heliotropische Erscheinung zu betrachten. Das wäre aber doch sinnlos, da diese Richtung doch sichtlich das angestrebte Ziel der heliotropischen Bewegung ist und einen Grenzzustand bezeichnet, der nur im Lichte sich vollzieht, da alle Abweichungen von der Zielrichtung doch wieder durch das Licht korrigiert werden müssen, damit diese Zielrichtung eingehalten werde. Indem ein heliotropischer Stengel im Lichte sich der Wirkung des Lichtes durch Parallelstellung zum Lichteinfall entzieht, führt er die Blätter geradezu einer günstigen Beleuchtung zu, im günstigsten Falle so, daß das Licht senkrecht auf das Blatt auffällt.

[1] Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, in dem Paragraphen »Lichtabfall oder Lichtrichtung«, p. 647.

Da aber bei dieser Parallelstellung der Strahlen zur Richtung des Organs die Lichtunterschiede an den Außenseiten des Organs gleich Null sein müssen, so erkennt man, daß diese Aufstellungen einander gar nicht so entgegengesetzt sind, als gewöhnlich angenommen wird. Ich komme auf diesen Gegenstand weiter unten noch zurück. —

Wir haben bisher nur die Wirkung parallelen Lichtes auf die Richtung der heliotropischen Organe ins Auge gefaßt. Das gewonnene Resultat ist ein sehr einfaches: das Organ krümmt sich in einer Vertikalebene, welche die Richtung des Lichtes in sich aufnimmt. Da die Strahlen dieses Lichtes parallel laufen, so ist eben nur eine Richtung dieser Vertikalebene möglich.

Wird ein aufrechtes heliotropisches Organ durch Einen Leuchtpunkt (praktisch genommen: durch eine Flamme oder sonst einen einzelnen Leuchtkörper) beleuchtet, so ist der schließliche Effekt derselbe. Der Unterschied gegenüber dem früheren Fall ist nur der, daß nicht eine, sondern zahlreiche Strahlungsrichtungen zu unterscheiden sind, aber nur jene Strahlen als Hauptstrahlen wirken, welche durch ihre spezifische Lage zum Organ als Hauptstrahlen qualifiziert sind.

III. Heliotropische Krümmung und heliotropische Zielrichtung bei Wirkung mehrerer Leuchtpunkte, insbesondere bei Beleuchtung im diffusen Tageslichte.

Verwickelter als in den eben vorgeführten Fällen, in welchen entweder paralleles Licht oder die von einem Leuchtpunkte kommenden Strahlen das heliotropische Organ beleuchten, gestalten sich die Verhältnisse, wenn zwei oder mehrere bis unendlich viele Leuchtpunkte auf das Organ einwirken.

Ich beginne diesen Abschnitt mit einigen notwendigen historischen Daten, nämlich mit der Vorführung einiger schon bekannter Tatsachen und deren Erläuterung, an welche sich meine Untersuchungen unmittelbar anschließen.

Bis in die neueste Zeit hat man im natürlichen oder künstlichen Licht experimentiert; dabei hat man entweder

angenommen, daß paralleles Licht vorliege, oder man hat sich über die Richtung des wirksamen Lichtes gar nicht genauer ausgesprochen.

Ich habe zuerst den Versuch gemacht, auf die komplizierten Beleuchtungsverhältnisse hinzuweisen, welche bei im diffusen Tageslichte stehenden Organen stattfinden, und zu zeigen, in welchem Verhältnis der heliotropische Pflanzenteil rücksichtlich seiner Richtung zur Richtung der im diffusen Lichte herrschenden Strahlen stehe.[1] Ich habe gefunden, daß ein aufrechter, im einseitig auffallenden diffusen Lichte stehender Keimling sich in einer Vertikalebene stärkster Beleuchtung gegen den Himmel wendet und daß die Lage des heliotropischen Organs sich als Resultierende der Effekte der auf das Organ auffallenden Strahlen zu erkennen gibt.

Die genannte Vertikalebene stärkster Beleuchtung wurde auf photographischem Wege gefunden. An der Stelle, an welcher das später zu beobachtende Pflanzenorgan zu stehen kommen sollte, wurde ein von Bunsenpapier bedeckter Zylinder aufgestellt und nach einiger Zeit der Bestrahlung jene Zylinderseite (Vertikallinie) aufgesucht, welche am stärksten geschwärzt worden war. Die durch diese Zylinderseite und durch die Achse des Zylinders gehende Ebene ist die Vertikalebene stärkster Beleuchtung. Und gerade in dieser Ebene krümmte sich der an der gleichen Stelle später postierte heliotropische Pflanzenteil. Die heliotropische Zielrichtung zu finden, war die damals angewendete photographische Methode unvermögend. Wie bei dem im diffusen Lichte eintretenden Heliotropismus die heliotropische Zielrichtung zu finden ist, wird weiter unten auseinandergesetzt werden.

Trotz der Unvollkommenheit der damals angewendeten Methode brachte meine Arbeit doch ein wichtiges Resultat: es wurde für den wichtigsten und zugleich auch kompliziertesten Fall (Zustandekommen des Heliotropismus im diffusen Tageslichte) gezeigt, daß bei divergentem Lichteinfall die faktische

[1] Über Heliotropismus, hervorgerufen durch diffuses Tageslicht. Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft, Bd. XVI (1898), p. 58 ff.

Lage des heliotropischen Organs sich als Resultierende zahlreicher Einzeleffekte zu erkennen gibt.

Da im Vergleiche zur Wirksamkeit eines Leuchtpunktes die Divergenz der das diffuse Tageslicht zusammensetzenden Strahlen gewissermaßen auf unendlich viele Leuchtpunkte zurückzuführen ist, so erscheint es wohl schon von vornherein klar, daß selbst schon bei der Wirksamkeit von zwei Leuchtpunkten eine aus den obwaltenden Strahlungsrichtungen sich ergebende resultierende Lage der heliotropischen Organe zustande kommen muß.

Hierauf abzielende Versuche sind in neuester Zeit (1911) ausgeführt worden. Es hat nämlich Hagem durch besondere, im künstlichen Lichte durchgeführte Versuche gezeigt, daß ein heliotropischer, von zwei Flammen beleuchteter Keimling sich in die durch die beiden Lichtquellen gegebene resultierende Richtung einstellt, und er hat dadurch für einen sehr einfachen Fall das demonstriert, was ich beim Studium des im diffusen Lichte sich vollziehenden Heliotropismus schon früher (1898) gefunden habe.[1]

Hagem ging von meinem Photometerversuch[2] aus, durch welchen ich zeigte, daß ein heliotropisch sehr empfindlicher Pflanzenteil, in der geraden Verbindungslinie zweier Flammen aufgestellt und genau in der Mitte zwischen beiden Flammen postiert, mit großer Schärfe zwischen der Lichtintensität beider Flammen unterscheidet, indem er sich der stärkeren Lichtquelle zuneigt.

Hagem wiederholte den Versuch mit dem gleichen Erfolge, änderte aber denselben dann derart ab, daß er die Versuchspflanzen aus der Verbindungslinie der beiden Flammen herausschob und in verschiedenen Entfernungen von den Flammen aufstellte. Es ist nun ganz selbstverständlich, daß damit der Photometerversuch aufgehoben war. Denn dieser Versuch hat zur Voraussetzung, daß die heliotropische Bewegung nur in einer bestimmten Vertikalebene erfolgen darf, welche durch die

---

[1] O. Hagem, Über die resultierende phototropische Lage bei zweiseitiger Beleuchtung. Bergens Museums Aarbok, 1911, Nr. 3.

[2] Wiesner, l. c., I. Teil (1878), p. 183 (Sep. Abdr., p. 43).

beiden Flammen hindurchgeht. In dieser Vertikalebene wendet sich der heliotropische Pflanzenteil dem stärkeren Lichte zu oder wächst aufrecht, wenn die Intensität der beiden Flammen vollkommen gleich ist. Bei der von Hagem gewählten Aufstellung der Versuchspflanzen zu den beiden Flammen mußte, analog wie bei im diffusen Lichte zustande kommendem Heliotropismus, der betreffende Pflanzenteil die oben geschilderte resultierende heliotropische Lage einnehmen, welche mit der Richtung des stärksten Lichtes nicht zusammenfallen muß, wie gleich auseinandergesetzt werden soll.

In sehr anschaulicher Weise hat Hagem unter der Voraussetzung gleicher Intensität der beiden in seinen Versuchen wirkenden Flammen durch eine dem Prinzip des Kräfteparallelogramms entsprechende Konstruktion die resultierende Lage der heliotropischen Organe ausfindig gemacht.

Da nun die Pflanzenteile heliotropisch sich stets in die durch die heliotropischen Einzeleffekte bedingte resultierende Lage stellen müssen — selbstverständlich auch im Photometerversuch —, aber die faktischen heliotropischen Lagen nicht immer der Richtung stärkster Beleuchtung entsprechen — die resultierende Richtung kann sogar gegen einen relativ dunklen Raum gerichtet sein[1] —, so scheint hier ein Widerspruch vorzuliegen, der sich aber leicht beheben läßt.

Es ist nämlich leicht einzusehen, daß, wenn die Lichtquelle eine größere einheitliche Fläche, z. B. ein Himmelsstück, ist, die resultierende heliotropische Richtung der Richtung stärkster Beleuchtung entsprechen muß, desgleichen bei

[1] Siehe hierüber Hagem, l. c., p. 12—13. Es wird hier ein Versuch beschrieben, in welchem ein *Avena*-Keimling einer Wand gegenüberstand und die Beleuchtung des Keimlings von zwei in derselben Wand befindlichen Fenstern ausging, von welchen das eine rechts, das andere links vom Keimling gelegen war. Da an der Stelle, an welcher der Keimling stand, das vom rechten und vom linken Fenster kommende Licht die gleiche Intensität besaß, so mußte sich der Keimling nach vorne, also zur dunklen Wand hinkrümmen.

Einen analogen Erfolg erzielt man in meinem oben genannten Photometerversuch, wenn die beiden auf den Keimling einwirkenden Flammen die völlig gleiche Lichtstärke besitzen. Der Keimling wächst zwischen den beiden Flammen vertikal aufwärts in einen relativ schwächer beleuchteten Raum empor.

der Wirksamkeit eines Leuchtpunktes. Wenn aber mehrere getrennte Lichtquellen (Leuchtpunkte, Leuchtkörper oder auch getrennte Himmelsstücke), von welchen jede stark genug ist, um Heliotropismus hervorzurufen, auf einen und denselben Pflanzenteil einwirken, so wird die resultierende heliotropische Richtung von der Richtung stärkster Beleuchtung abweichen können und wird immer abweichen müssen, wenn die Beleuchtung nicht von vorn kommt, sondern eine seitlich symmetrische ist wie im Hagem'schen Versuche, wo die rechte und linke Flanke des heliotropischen Keimlings beleuchtet war. Im Experiment sind solche Abweichungen leicht herbeizuführen, wie die Versuche von Hagem gelehrt haben. In der Natur ist aber die Beleuchtung durch ein einheitliches Himmelsstück oder durch den ganzen Himmel Regel, desgleichen die Beleuchtung von vorn, so daß im diffusen Tageslicht Abweichungen vom normalen Fall sich nur selten einstellen.

Um zu veranschaulichen, daß auch bei strenger diffuser Tagesbeleuchtung infolge Einstellung der heliotropischen Organe in die resultierende Richtung sich Abweichungen der Richtung dieser Organe von der Richtung des stärksten Lichtes ergeben können, will ich in Kürze eine Versuchsreihe vorführen, welche ich bei Tageslicht im großen Korridor des Wiener pflanzenphysiologischen Institutes ausführte.

Das Licht fällt in der genannten Lokalität nur von einer Seite, und zwar durch mehrere Fenster ein. An der Längswand, den Fenstern gegenüber, wurden zwischen dem letzten Fenster und der in seiner Nähe befindlichen dunklen Querwand in Töpfen kultivierte Keimlinge von *Avena sativa*, *Vicia sativa* und *Phaseolus multiflorus* in verschiedenen Entfernungen aufgestellt. Diese Keimlinge wurden von den Fenstern her in verschiedenen Graden beleuchtet. Es wirkten verschiedene Lichtquellen auf die Seiten der heliotropischen Organe ein. Jedes Fenster für sich war eine besondere Lichtquelle. Von einer einheitlichen Lichtquelle konnte also hier nicht die Rede sein. Durch das Skioklisimeter konnte leicht für jede Stelle des Versuchsraumes die Vertikalebene stärkster Beleuchtung gefunden werden. Es ergab sich nun, daß keiner der Keimlinge

sich genau in die Vertikalebene stärkster Beleuchtung eingestellt hatte. Die Vertikalebene stärkster Beleuchtung war stets gegen das oben genannte letzte Fenster gerichtet. Die heliotropischen Organe wichen aber von diesen Vertikalebenen stärkster Beleuchtung in allen Fällen gegen die übrigen Fenster ab. Diese Fenster lagen rechts vom »letzten Fenster«: alle Abweichungen der faktischen heliotropischen Lage gingen nach rechts.

Kurz zusammenfassend kann man also sagen:

1. Daß ein im parallelen Lichte heliotropisch werdender Pflanzenteil sich bei Erreichung der heliotropischen Zielrichtung in die Richtung der parallelen Strahlen einstellt;

2. daß bei Beleuchtung durch Einen Leuchtpunkt die heliotropische Zielrichtung der Richtung des Hauptstrahls folgt;

3. daß bei Beleuchtung durch mehrere Leuchtpunkte die heliotropische Zielrichtung der durch diese Leuchtpunkte gegebenen resultierenden Richtung folgt;

4. im letzteren Falle kann der Pflanzenteil der Richtung des stärksten Lichtes folgen, was aber nicht der Fall sein muß;

5. die natürliche Beleuchtung durch das diffuse Tageslicht ist dem Fall 3 unterzuordnen, indem man annimmt, daß die Lichtstrahlen von unendlich vielen Leuchtpunkten des Himmels kommen; bei Beleuchtung durch ein einheitliches Himmelsstück folgt der heliotropische Pflanzenteil stets der Richtung des stärksten Lichtes. Das ist in der Natur auch die Regel; erfolgt die Beleuchtung durch getrennte Himmelsstücke, so kann eine Abweichung von der Richtung der stärksten Beleuchtung eintreten, welche aber erfahrungsgemäß in der Regel nur sehr gering ist.

In den eben vorgeführten Beleuchtungsarten wurden die prinzipiell wichtigsten Fälle zusammengefaßt, ohne daß damit alle möglichen Fälle der Beleuchtung zur Sprache gekommen wären. Namentlich habe ich mir bezüglich der in der Natur vorkommenden Beleuchtungsverhältnisse die Beschränkung auferlegt, bloß das diffuse Tageslicht in Betracht zu ziehen. Hätte ich auch auf die Mitwirkung des direkten Sonnenlichtes

Rücksicht genommen, so hätte die Divergenz der Sonnenstrahlen und die mit dem Sonnenstand sich fortwährend ändernde Richtung der Sonnenstrahlen berücksichtigt werden müssen. Um aber die Darstellung nicht zu verwickeln, habe ich diese Fälle nicht in meine Darstellung einbezogen. Inwieweit auch die direkte Sonnenstrahlung [1] und gemischtes Sonnenlicht [2] an heliotropischen Bewegungen beteiligt sind, bleibe unbesprochen und ich verweise in bezug auf die hierbei stattfindenden tatsächlichen Verhältnisse auf die eben zitierten Abhandlungen.

IV. Aufsuchung der heliotropischen Zielrichtung bei Einwirkung von diffusem Tageslicht auf das heliotropische Pflanzenorgan.

Wenn es sich um Versuche handelt, welche im künstlichen Lichte ausgeführt werden, so bereitet es keine Schwierigkeiten, die heliotropische Zielrichtung ausfindig zu machen oder die Abweichung der betreffenden Pflanzenteile von der heliotropischen Zielrichtung zu ermitteln. Man hat eben den Leuchtkörper und die Pflanze vor sich und kann deshalb die Richtung der intensivsten Lichtstrahlen leicht bestimmen.

Anders ist es, wenn die Beleuchtung der Pflanzenteile im diffusen Tageslichte erfolgt, z. B. durch ein bestimmt abgegrenztes Himmelsstück. Hier muß die Richtung des stärksten diffusen Lichtes erst durch besondere Versuche bestimmt werden. Zum Teil ist mir dies schon in der oben zitierten Arbeit aus dem Jahre 1898 gelungen. Ich bestimmte photographisch die Vertikalebene der stärksten Beleuchtung des diffusen Tageslichtes, welche aber einen Schluß auf die heliotropische Zielrichtung nicht zuläßt, sondern bloß jene Ebene kennen lehrte, in welcher ein heliotropischer Pflanzenteil im diffusen Tageslichte sich bewegt. In dieser Vertikalebene muß

[1] Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, l. c., II. Teil (1880), Sep. Abdr., p. 69 ff.

[2] Wiesner, Die Stellung der Blüten zum Lichte. Biol. Zentralblatt, Bd. XXI, p. 801 ff.

allerdings die Zielrichtung erfolgen; allein um diese kennen zu lernen, muß jene diese Vertikalebene horizontal durchschneidende Richtung ausfindig gemacht werden, in welcher die Lichtintensität ihr Maximum erreicht. Auf diese Weise ergibt sich der hellste Punkt der diffus beleuchteten Lichtfläche, welchem der heliotropische Pflanzenteil geradlinig entgegenwächst, wenn die heliotropische Zielrichtung erreicht ist.

Ich habe (1910) ein einfaches Verfahren ausfindig gemacht, welches gestattet, sowohl die Vertikalebene stärkster Beleuchtung als auch die heliotropische Zielrichtung zu bestimmen. Ich habe also gewissermaßen »Azimut« und »Höhe«[1] des am stärksten leuchtenden Punktes der Lichtquelle, dem das heliotropische Organ zustrebt, wenn es die heliotropische Zielrichtung erreicht hat, ermittelt.

Es geschah dies mittels eines einfachen Apparates, des Skioklisimeters, welchen ich früher schon ausführlich beschrieben habe.[2] Dieser Apparat zeigt durch die Schattenlage eines zur Projektionsfläche (auf welcher der Schatten erscheint) parallel angebrachten sehr dünnen Stabes die Richtung des stärksten Lichtes an. Mit Zuhilfenahme dieses sehr einfachen Apparates gelingt es rasch und leicht, das »Azimut« und die »Höhe« des stärksten diffusen Lichtes und in höchst einfacher Weise die bei diffuser Beleuchtung zustande kommende heliotropische Zielrichtung zu finden. Ich bemerke noch, daß man mittels des Skioklisimeters den euphotometrischen Charakter eines fraglichen Blattes und dessen jeweilige Lage zum stärksten diffusen Licht festzustellen imstande ist, ein Gegenstand, der

---

[1] Die der Astronomie entlehnten Termini »Azimut« und »Höhe« sind für den hellsten Punkt eines Himmelsstückes, welches die Pflanze beleuchtet, gut anwendbar. Nur ist der »Vertikalkreis stärkster Beleuchtung« nicht, wie es bezüglich des Azimuts in der Astronomie geschieht, im Weltraume orientiert. In manchen Fällen könnte man aber mit Nutzen den Terminus »Azimut« im vollen astronomischen Sinne auch in der Pflanzenphysiologie gebrauchen, z. B. zur Charakterisierung der Lage der Blätter der Kompaßpflanze, namentlich wenn dieselbe von der Meridianebene abweicht.

[2] Eine Methode zur Bestimmung der Richtung und Intensität des stärksten diffusen Lichtes eines bestimmten Lichtareals. Diese Sitzungsberichte, Bd. 119 (1910).

mit Rücksicht auf den Inhalt des letzten Abschnittes dieser Abhandlung für uns von Interesse ist.

V. Einige Bemerkungen über den Einfluß der Richtung der Lichtstrahlen bei Konstantbleiben der Intensität des Außenlichtes auf die Hervorrufung des Heliotropismus mit Rücksicht auf die Geschwindigkeit, mit welcher der Heliotropismus in Erscheinung tritt.

Ich habe den Versuch gemacht, bei gleichbleibender Intensität des Außenlichtes[1] die heliotropische Wirkung zu bestimmen, welche bei verschiedener Richtung des Lichteinfalls sich einstellt. Wenn sich nun auch für den Beginn des Versuches bei gleichbleibender Intensität des Außenlichtes der heliotropische Effekt desto rascher einstellt, je mehr

[1] Um Mißverständnissen vorzubeugen, scheint es mir notwendig, zu erläutern, inwieweit es berechtigt ist, zwischen der Intensität des »Außenlichtes« und der Intensität der verschiedenen Strahlen dieses »Außenlichtes« zu unterscheiden. Unter »Außenlicht« verstehe ich jede Art von Licht einer Lichtquelle, welche die Pflanze beleuchtet. Die Intensität des Außenlichtes wird in verschiedener Weise ausgedrückt. Entweder als mittlerer Wert (z. B. mittlere sphärische Lichtintensität) oder, indem man die Intensität der am stärksten wirkenden (nämlich der senkrecht auffallenden) Strahlen angibt oder in einer empirischen, schwer zu definierenden Art, wie z. B. nach Bunsen bezüglich des uns besonders interessierenden diffusen Tageslichtes. Bunsen bezeichnet als chemische Intensität des »gesamten Tageslichtes« jene Lichtstärke, welche sich durch die chemische Wirkung der Gesamtstrahlung des Himmels auf der Horizontalfläche zu erkennen gibt. Je nach der Einfallsrichtung haben die Strahlen des diffusen Tageslichtes eine verschiedene Intensität. Die maximale Wirkung geht von den Zenitstrahlen aus und von hier aus nimmt die Intensität der Strahlen immer mehr bis zur Grenze des Horizonts ab. Läßt man das Himmelslicht auf eine Vertikalfläche einwirken, so verschwindet die Wirkung der Zenitstrahlen und es kommen die dem horizontalen Einfall genäherten Strahlen zur relativ stärkeren Wirkung. Gerade die Angabe der Intensität des gesamten Himmelslichtes nach Bunsen macht es klar, daß man zwischen der Intensität des »Außenlichtes« und jener der je nach der Einfallsreichtung verschiedenen Strahlen dieses Lichtes unterscheiden müsse. Es gilt dies übrigens für jede Art der Intensitätsangaben des Außenlichtes. Das Außenlicht ist trotz der verschiedenartig ausgedrückten Intensität rücksichtlich der Intensität immer gut charakterisiert und die angewendete Methode wird immer lehren, ob die Intensität desselben konstant geblieben oder sich verringert oder erhöht habe. Deshalb ist es wohl gerechtfertigt, wenn ich im Texte von einem »Konstantbleiben der Intensität des Außenlichtes« spreche.

die Lichtstrahlen die senkrechte Lage zum heliotropischen Organ einhalten, und bestimmte Krümmungsbögen des heliotropischen Organs (in Bogengraden angenähert bestimmt) desto rascher vollzogen werden, je mehr das auffallende Licht das Organ senkrecht bestrahlt; so konnte ich doch eine genauere Beziehung des Lichteinfalls zur heliotropischen Bewegung nicht feststellen. Aus zweierlei Gründen: erstlich, weil mit der heliotropischen Krümmung die Richtung des Lichteinfalls zum Organ sich ändert, und zweitens, weil mit dem Übergang des heliotropischen Organs aus der vertikalen in die geneigte Lage die geotropische Gegenwirkung sich änderte. Insbesondere konnte direkt nicht festgestellt werden, bei welchem kleinsten Einfallswinkel die heliotropische Wirkung verschwindet. Auf indirektem Wege läßt sich aber rücksichtlich sehr empfindlicher Pflanzenteile mit großer Wahrscheinlichkeit ableiten, daß erst bei einem Einfallswinkel $= 0$ die heliotropische Reaktionsfähigkeit ihr Ende erreicht, mithin selbst bei sehr kleinen Einfallswinkeln des Lichtes noch Heliotropismus hervorgerufen werden kann. Heliotropisch sehr empfindliche Pflanzenteile weichen nämlich bei konstanter Beleuchtung von der einmal erreichten heliotropischen Zielrichtung nicht ab, obgleich die Gelegenheit hierzu reichlich gegeben ist, wenn ein heliotropisch gebeugter Pflanzenteil durch neu hinzutretende heliotropische Bewegungen passiv gebeugt wird. Man vergegenwärtige sich einen Pflanzenteil, der gegen das Licht um eine bestimmte Bogengröße gebeugt wird und beachte, was geschieht, wenn unterhalb der gebeugten Stelle eine weiterwachsende Partie heliotropisch geneigt wird und sich um eine bestimmte Bogengröße dem Lichte zuwendet: dann erscheint die erstgenannte Partie passiv gebeugt. Wenn diese passive Beugung faktisch eintreten sollte, so könnte es leicht geschehen, daß der ganze heliotropisch gebeugte Pflanzenteil unter die heliotropische Zielrichtung hinabgedrückt wird. Diesen Fall habe ich wohl, besonders an *Vicia sativa*, hin und wieder beobachtet; es ließ sich aber dann immer nachweisen, daß diese Überschreitung der heliotropischen Zielrichtung auf spontane Nutation zurückzuführen war. Sieht man von diesen

leichtverständlichen Ausnahmsfällen ab, so zeigt sich regelmäßig, daß bei konstanter Beleuchtung die einmal erreichte Zielrichtung erhalten bleibt.[1] Diese von mir in zahllosen Fällen beobachtete Erscheinung läßt sich nur unter der Annahme erklären, daß selbst unter den kleinsten Winkeln auf das heliotropische Organ einwirkende Lichtstrahlen heliotropisch wirksam sein müssen. Denn nur dadurch wird die Einhaltung der heliotropischen Zielrichtung ermöglicht.

VI. Über die Wirkung der Haupt- und Nebenstrahlen beim Zustandekommen des Heliotropismus.

Von einem Leuchtpunkte gehen die Strahlen nach unendlich vielen Richtungen. Von diesen unendlich vielen nach allen möglichen Richtungen orientierten Strahlen trifft nur ein Teil auf das Organ, und zwar auf dessen Lichtseite. Nicht alle diese Strahlen sind Hauptstrahlen, sondern nur diejenigen, welche das betreffende Organ, welches der Einfachheit wegen als Zylinder angenommen wird, auf dem kürzesten Wege erreichen.

Jeder Hauptstrahl besitzt aber außerdem eine ganze Reihe von charakteristischen Eigentümlichkeiten (siehe hierüber Fig. 1).

Er durchschreitet, im Vergleiche zu den ihn begleitenden Nebenstrahlen, den betreffenden Pflanzenteil geradlinig auf dem längsten Wege, indem er durch den ganzen Durchmesser des Querschnittes hindurchgeht.

In der Berührung mit dem betreffenden Pflanzenteil besitzt der Hauptstrahl unter allen auffallenden Strahlen die größte Intensität.

Der Hauptstrahl erfährt unter allen auf den betreffenden Pflanzenteil auffallenden Strahlen im Vergleiche zu den Nebenstrahlen die stärkste Absorption; es wird deshalb gerade in der Richtung des Hauptstrahls der Unterschied in der Lichtstärke

[1] Daß bei starker Weiterentwicklung eines heliotropischen Organs, namentlich in horizontaler Richtung, eine hohe Lastkrümmung sich einstellen kann, welche das Organ aus der heliotropischen Zielrichtung hinausführt, ist etwas Selbstverständliches.

an der Licht- und Schattenseite des Organs der größte sein. Es darf aber auch ausgesprochen werden, daß wenigstens der senkrecht auf den Pflanzenteil auffallende Hauptstrahl unter allen den Pflanzenteil beleuchtenden Strahlen am wenigsten gebrochen wird. Wäre das Medium, durch welches dieser Hauptstrahl hindurchgeht, homogen, so würde er völlig ungebrochen durchgehen. Dies ist nun keineswegs der Fall; es wird deshalb auch dieser Hauptstrahl bei seinem Durchtritt durch den ganzen Querschnitt des Organs gebrochen, aber unter allen durchgehenden Strahlen am wenigsten.

Die Hauptstrahlen sind somit durch eine Reihe von charakteristischen Eigentümlichkeiten von allen übrigen Strahlen, die von einem Lichtpunkte ausgehen, verschieden. Es scheint mir nicht überflüssig, bezüglich der Hauptstrahlen noch folgendes zu bemerken.

Man kann von Hauptstrahlen sprechen, ob es sich um paralleles Licht oder um einen oder mehrere bis unendlich viele Leuchtpunkte handelt. Bezüglich der Wirksamkeit eines oder mehrerer Leuchtpunkte wird dies wohl ohne weiteres klar sein und es wird, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, zu verstehen sein, daß auf den Querschnitt eines (zylindrisch gedachten) Organs genau so viele Hauptstrahlen auffallen, als Leuchtpunkte wirksam sind, also im diffusen Tageslichte unendlich viele. Aber vielleicht ist es nicht überflüssig, wenn ich erläutere, daß man auch bei der Bestrahlung durch paralleles Licht von Hauptstrahlen sprechen kann. Wenn ein System paralleler Strahlen auf den Querschnitt (Kreis) eines heliotropischen Organs auffällt, so durchschreitet unter allen diesen Strahlen nur ein einziger den ganzen Querschnitt; er geht durch einen Durchmesser des Kreises hindurch, während die benachbarten Strahlen, von der Abänderung des Strahlenganges durch Lichtbrechung abgesehen, nur immer kleiner und kleiner werdende Sekanten des Kreises durchschreiten. Bei Beleuchtung im parallelen Lichte gibt es also nur eine einzige Richtung des Hauptstrahles und rücksichtlich eines Querschnittes überhaupt nur einen Hauptstrahl. Man sieht, daß man es im parallelen Strahlengange eben mit einem speziellen Fall der Bestrahlung durch einen Leuchtpunkt zu tun hat, mit jenem nämlich, in

welchem der Leuchtpunkt als in unendlicher Entfernung sich befindend angenommen wird.

Diese Verhältnisse werden durch die Fig. 4 erläutert.

Was die Nebenstrahlen anlangt, so wird deren heliotropische Wirkung eine desto größere sein, je mehr sie sich in ihrer Richtung dem Hauptstrahl nähern. Die Fig. 1 veranschaulicht die verschiedene Wirkung der Nebenstrahlen. Es wird in dieser Figur die Beleuchtung des Querschnittes eines aufrecht gedachten zylindrisch geformten heliotropischen Organs schematisch dargestellt. Von dem Leuchtpunkte *L* geht ein System von Strahlen *a Lb* aus, in welchem System *LH* den Hauptstrahl bildet. Alle anderen Strahlen sind Nebenstrahlen. Die äußersten Strahlen dieses Systems *La* und *Lb* tangieren bereits den Querschnitt des heliotropischen Organs: ihre heliotropische Wirkung muß somit gleich Null gesetzt werden. Da das heliotropische Organ in der Richtung des Hauptstrahls sich bewegt, so muß angenommen werden, daß vom Hauptstrahl und dem ihm zunächst liegenden Nebenstrahlen die größte heliotropische Wirkung ausgeht und von hier aus die Wirkung der Strahlen immer geringer wird, bis sie in den Grenzstrahlen *La* und *Lb* gleich Null wird.

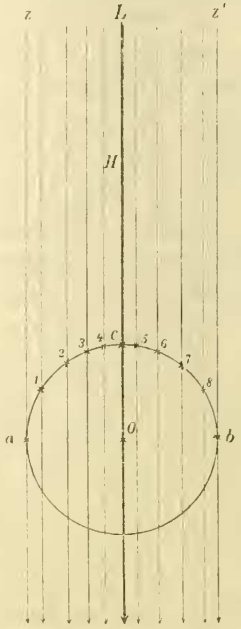

Fig. 4.

Querschnitt durch ein heliotropisches, zylindrisch geformtes Organ, von parallelstrahligem Lichte beleuchtet.

LH Hauptstrahl. *az*, *bz'* Grenzstrahlen.

Die Nebenstrahlen wurden der Einfachheit halber ohne Berücksichtigung der Brechung gezeichnet.

In welcher Proportion die heliotropische Wirkung der Nebenstrahlen, von der unmittelbaren Nachbarschaft des Hauptstrahls an bis zu den nicht mehr wirkenden Grenzstrahlen hin, abnimmt, bleibt einstweilen noch unentschieden; daß aber

noch bei sehr kleinen Einfallswinkeln des Lichtes eine heliotropische Wirkung eintreten kann, wurde schon oben (p. 316) dargelegt.

Ob bei Ausschaltung des Hauptstrahls und überhaupt der zentralen Strahlen eine heliotropische Wirkung zustande kommt und im Bejahungsfalle in welchem Grade, ließ sich wegen der experimentellen Schwierigkeiten nicht direkt sicherstellen. Es ist aber nicht daran zu zweifeln, daß die symmetrischen Nebenstrahlen zu einer heliotropischen Wirkung sich summieren werden und daß die resultierende Lichtrichtung der Richtung des Hauptstrahls entsprechen wird. Der heliotropische Pflanzenteil verhält sich dann in betreff seiner heliotropischen Richtung so, als würde er vom Hauptstrahl getroffen worden sein.

Welche heliotropische Richtung eingehalten wird, je nachdem das betreffende Organ von einem oder mehreren bis unendlich vielen Leuchtpunkten bestrahlt wird, ist oben schon eingehend erörtert worden. Immer ist es die Richtung des Hauptstrahls oder, wenn mehrere vorhanden sind, die aus der Richtung der Hauptstrahlen sich ergebende resultierende Richtung, welcher das heliotropische Organ folgt.

Die Richtung der Hauptstrahlen ist somit für die heliotropische Richtung der Organe maßgebend.

Da die Hauptstrahlen bei jeder beliebigen Intensität des Außenlichtes stets die unter den gegebenen Beleuchtungsverhältnissen stärkste Beleuchtung hervorrufen und durch sie die größte Differenz in der Bestrahlungsstärke des Organs an seiner Licht- und Schattenseite gegeben ist, so erscheint es mit Rücksicht auf den hierbei erzielten heliotropischen Effekt berechtigt, in diesen Bestrahlungsverhältnissen die Art und Weise zu erblicken, wie das Licht in den Prozeß des positiven Heliotropismus eingreift.

VII. Vorläufige Mitteilung über die Lage des euphotometrischen Blattes zur Richtung und Intensität des wirkenden Lichtes.

Wie aus meinen früheren Untersuchungen hervorgeht, stellt sich unter normalen Vegetationsbedingungen das euphoto-

metrische Blatt senkrecht auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes des ihm zufallenden Lichtareals[1] und es vollzieht sich das Zustandekommen dieser Lage wenigstens so weit innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses, als selbst beim Minimum des Lichtgenusses die normale Einstellung des Blattes erfolgt.

Ob diese normale Einstellung bis zum Maximum des Lichtgenusses reicht, hängt von der Natur der Pflanze ab. In vielen Fällen, insbesondere bei Gewächsen mit hohem Lichtgenußmaximum, steigt die zur normalen Einstellung eines euphotometrischen Blattes erforderliche Lichtstärke nicht bis zum Maximum des Lichtgenusses hinan. Mit anderen Worten: Bei steigender Lichtstärke erlischt die Fähigkeit des Blattes, euphotometrisch zu sein, d. i. sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht seines Lichtareals zu stellen, noch vor Erreichung jener stärksten Lichtintensität, bei welcher das Blatt noch normal vegetiert. Für mehrere derartige Fälle habe ich den »kritischen Punkt« ausfindig gemacht, bei welchem das euphotometrische Blatt in das panphotometrische übergeht.[2] Ob unterhalb des Minimums des Lichtgenusses im Experiment noch eine normale Einstellung euphotometrischer Blätter stattfindet, ist bisher nicht untersucht worden. Ich habe mit der bekannten Saxifragacee *Tolmiea Menziesii* Versuche angestellt, welche lehren, daß selbst tief unter dem Minimum des Lichtgenusses noch eine vollständig genaue, das euphotometrische Blatt charakterisierende Einstellung des Blattes zum Lichteinfall stattfindet. Im Monate März wurde diese Pflanze bei verschiedenen Lichtintensitäten im Kalthause kultiviert, auch bei Lichtstärken, bei welchen die Pflanze schon mehr oder weniger stark, aber doch stets ausgesprochen den etiolierten Charakter an sich trägt. Diese im Etiolement befindlichen Pflanzen standen unter Beleuchtungsverhältnissen, welche

[1] Zuerst nachgewiesen 1880 in den heliotropischen Erscheinungen, l. c., II. Teil, Sep. Abdr., p. 41. Spätere einschlägige Ergebnisse kurz zusammengefaßt in meinem Werke »Der Lichtgenuß der Pflanzen«, Leipzig 1907, p. 72 ff. Daselbst auch die entsprechenden Literaturnachweise.

[2] J. v. Wiesner, Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. 120 (1911).

unterhalb des Minimums des Lichtgenusses gelegen sein mußten. Denn das Etiolement beginnt stets unterhalb des Minimums des Lichtgenusses.[1] Bei einer Lichtstärke, welche $^1/_{120}$ des gesamten Tageslichtes entspricht und welche in Bunsen's Maß ausgedrückt im Maximum bloß 0·004 beträgt, etioliert die Pflanze vollständig: die Blattstiele sind stark überverlängert, weißlich gefärbt, die Blattspreite hat einen Durchmesser von wenigen Millimetern und breitet sich nicht aus. Hier kann also von einer euphotometrischen Ausbildung des Blattes gar nicht die Rede sein. Aber bei einer Lichtstärke, welche $^1/_{60}$ des gesamten Tageslichtes beträgt (maximale Lichtstärke in Bunsen's Maß 0·008) stellen sich die Blattflächen bereits genau senkrecht auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes. Aber das Minimum des Lichtgenusses muß hoch über $^1/_{60}$ gelegen sein, da bei der genannten Lichtstärke schon starke Anzeichen von Etiolement vorhanden sind: die Blattstiele sind überverlängert und die Spreiten erreichen durchschnittlich nur $^1/_4$ bis $^1/_5$ der normalen Größe. Das Lichtgenußminimum liegt also gewiß über $^1/_{60}$ (März, Wien); eine zahlenmäßige Feststellung des Minimums mußte wegen ungenügenden Beobachtungen unterbleiben.

Unterhalb einer Lichtstärke von $^1/_{60}$ tritt keine genaue (euphotometrische) Einstellung des Blattes mehr ein, aber bei noch entsprechender Lichtstärke insofern eine approximative, als der stark etiolierte Blattstiel sich heliotropisch gegen die Lichtquelle vorneigt und die Blattspreite dem Lichte entgegenführt, ohne daß letztere sich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht stellen würde. Diese Stellung der Blattspreite wird also nicht direkt durch das Licht hervorgerufen; die hierbei erfolgende Bewegung der Blattspreite ist vielmehr eine rein passive, welche nur durch die heliotropische Bewegung des Blattstieles hervorgerufen wurde.

Ich habe mit derselben Pflanze auch den Versuch gemacht, nachzusehen, wie sich bei entsprechender Lichtstärke die noch im Wachstum begriffene Lamina rücksichtlich ihrer Lage zum Lichteinfall verhält, wenn sie von zwei Seiten

[1] Siehe hierüber Wiesner, Lichtgenuß (1907), p. 259 ff.

her gleich stark beleuchtet wird. Es scheint mir schon von vornherein klar zu sein, daß in diesem Falle die Blattspreite eine zum beiderseitigen Lichteinfall resultierende Lage einnehmen müsse, wenn man nicht annehmen will, daß die Lage der Blattfläche zum Lichteinfall eine ganz regellose sei.

Um über diese Sache ins klare zu kommen, habe ich folgenden Versuch angestellt. In einem kleinen zweifenstrigen Raume wurde die Versuchspflanze gegenüber der die beiden Fenster trennenden Wand so aufgestellt, daß das von jedem der beiden Fenster einfallende Licht an der Stelle, wo die Versuchspflanze stand, angenähert die gleiche Intensität besaß. Und nun wurde die Pflanze noch so gerichtet, daß ein in Entwicklung befindliches Blatt an jener Stelle zu liegen kam, wo das beiderseits einfallende Licht genau die gleiche Stärke aufwies. Dieser Punkt wurde auf zweierlei Weise bestimmt; erstlich durch eine Flucht von *Avena*-Keimlingen und durch das Skioklisimeter. An jener Stelle, wo sich der gerade gegen die Wand vorneigende Keimling befand, kam das zu beobachtende Blatt zu liegen. Es war dies genau jene Stelle, welche nach Ausweis des Skioklisimeters von beiden Fenstern her gleich stark beleuchtet war. Der Blattstiel wendete sich so wie der betreffende Keimling nach vorn und die Lage der Blattspreite war genau senkrecht auf die aus den Beleuchtungsrichtungen abgeleitete Resultierende gerichtet.

Diese resultierende Lichtlage läßt sich also konstruktiv aus den Anzeigen des Skioklisimeters ableiten; sie ergibt sich aber auch aus der heliotropischen Lage des Blattstieles: die Blattfläche steht nämlich auf der Richtung des Blattstieles senkrecht.

Das Blatt von *Tolmiea Menziesii* stellt sich somit bei ausreichender Beleuchtung durch eine einheitliche Lichtquelle senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm dargebotenen Lichtareals — es ist mithin ein euphotometrisches Blatt — aber bei im Experiment eingeführter gleichmäßiger zweiseitiger Beleuchtung stellt es sich senkrecht auf die resultierende Beleuchtungsrichtung.

VIII. Bemerkungen über die biologische Bedeutung des positiven Heliotropismus und des photometrischen Charakters der Blätter.

Der positive Heliotropismus steht in einem gewissen Gegensatz zur Photometrie; denn bei ersterem besteht die Tendenz, das Organ in die Richtung der Lichtstrahlen zu bringen und dadurch das Organ der Wirkung des Lichtes zu entziehen, während die Photometrie das Ziel verfolgt, die Blätter dem Lichte zuzuführen und im vollendetsten Falle (Euphotometrie) dem Blatte die größte Menge (oder Stärke) des Lichtes zu sichern.

So sehr die Erscheinungen des positiven Heliotropismus und des photometrischen Charakters der Blätter, einzeln betrachtet, uns förmlich als Gegensätze entgegentreten, so sind sie im Laubsproß oder überhaupt in der Pflanze harmonisch vereint zu einheitlicher biologischer Leistung.

Es scheint bei flüchtiger Betrachtung widersinnig, daß bei Einhaltung der heliotropischen Zielrichtung des normal von vorn beleuchteten Sprosses dessen positiv heliotropische Organe (nämlich die die Blätter tragenden Stengel) dem Lichte entgegenwachsen, mithin steigender Lichtintensität ausgesetzt sind und doch durch Parallelstellung zum Lichteinfall sich der Wirkung des Lichtes entziehen. Aber diese Parallelstellung zum Lichteinfall hat selbst bei steigender Lichtstärke für den Stengel den gleichen Vorteil: letzterer ist dadurch der wachstumshemmenden Wirkung des stärksten Lichtes, nämlich jenes Lichtes, welches die heliotropische Zielrichtung bedingt, entzogen. Dazu kommt aber noch, daß die ihr heliotropisches Ziel verfolgenden Stengel die von ihnen getragenen Blätter dem Lichte zuführen, wobei schon die epinastische Abhebung der Blätter dieselben in eine günstige Lage zum Lichteinfall bringt. Diese epinastische Abhebung der Blätter vom Stengel erfolgt ganz spontan, insbesondere unabhängig von der Richtkraft des Lichtes, ist aber offensichtlich schon eine Vorbereitung für die spätere photometrische Lage der Blätter.